

Taille corporelle et performances de prédation chez les loups : Est-il mieux d'être grand ?

Journal of Animal Ecology



Journal of Animal Ecology 2009, 78, 532–539

doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01517.x

Body size and predatory performance in wolves: is bigger better?

Daniel R. MacNulty^{1*}, Douglas W. Smith², L. David Mech³ and Lynn E. Eberly⁴

Résumé

1. La grande taille du corps nuit aux performances locomotrices d'une manière qui peut conduire à des compromis chez le prédateur, concernant ses capacités de recherche de nourriture, qui limite le bénéfice net, des prédateurs de plus grande taille. Par exemple, des améliorations liées à la taille pour la « manipulation » des proies, peut se faire au **détriment de la poursuite** des proies, et ainsi, annuler toute amélioration de performance prédatrice globale, en raison de l'augmentation de la taille.

2. Cette hypothèse a été testée avec des données longitudinales, provenant d'observations répétées de 94 loups (*Canis lupus*), individuellement connus, pour la chasse au cerf wapiti (*Cervus elaphus*) dans le parc national de Yellowstone, aux États-Unis. La taille des loups a été estimée, à partir d'un modèle de croissance spécifique au sexe, sur la base de mesures de la masse corporelle de 304 loups.

3. Une plus grande taille, a donné aux loups, un avantage net de prédateur, malgré une variation substantielle de l'effet, sur l'exécution de différentes tâches prédatrices ; la plus grande taille améliore les performances d'une tâche liée à la force (agripper et maîtriser les cerfs) mais n'a pas réussi à améliorer les performances d'une tâche locomotrice (sélection d'un wapiti dans un groupe) pour les loups > 39 kg.

4. Le dimorphisme sexuel de taille des loups expliquait également **pourquoi les mâles surpassaient les femelles**, dans chacune des trois tâches considérées (**attaquer, sélectionner et tuer**).

5. Ces résultats soutiennent la généralisation selon laquelle, **les plus gros individus sont globalement de meilleurs chasseurs**, mais ils indiquent également que l'augmentation de la taille, limite en fin de compte, les éléments de comportement prédateur qui nécessitent des performances locomotrices supérieures. Nous soutenons que cela pourrait potentiellement réduire le créneau alimentaire de carnivores plus gros, et limiterait l'évolution des plus grandes tailles, si les proies sont nettement plus difficiles poursuivre qu'à « manipuler ».

INTRODUCTION

La taille du corps impose des fondamentaux et parfois des contraintes opposées, sur les performances fonctionnelles des vertébrés. Par exemple, les petits animaux, bénéficient d'une accélération en rafale et d'une maniabilité plus grande, que les animaux plus gros (Biewener 2003 ; Dial, Greene & Irschick 2008) mais les plus gros animaux, peuvent manipuler des aliments plus volumineux grâce à une taille d'ouverture et à une force de mâchoire supérieure (Nilsson & Bronmark 2000 ; Herrel & O'Reilly 2006). Les prédateurs qui poursuivent leurs proies, ont besoin de performances de locomotion supérieures pour se mettre à portée de la proie ainsi qu'une excellente capacité pour la saisir et la maîtriser. Que ce soit ou non ces prédateurs qui peuvent simultanément maximiser la poursuite et les performances de manipulation, à mesure qu'elles augmentent en taille, soit ontogénétiquement ou

phylogénétiquement, n'est pas clair. En théorie, les effets contrastés de la taille, sur la poursuite et la manipulation, conduisent à un compromis de taille du prédateur, de sorte qu'une amélioration liée à la taille pour la manipulation, conduit à une réduction concomitante de la poursuite et vice versa.

L'hypothèse, selon laquelle, l'augmentation de la taille des prédateurs, entrave la capacité de recherche de nourriture, diffère de l'opinion dominante, selon laquelle les plus gros prédateurs surpassent généralement les plus petits (Herrel & Gibb 2006 ; Vincent et coll. 2007). Cependant, l'étendue de cette généralisation est discutable, car des études antérieures sur les variations liées à la taille des performances des prédateurs ont principalement examiné les aspects du comportement de manipulation, tout en ignorant les autres phases de la séquence prédatrice, telles que la poursuite (par exemple, Binder et Van Valkenburgh 2000 ; Van Wassenbergh, Aerts et Herrel 2005; Brecko et coll. 2008). Cette approche peut être trompeuse, car elle met l'accent sur une phase de performance des prédateurs, qui est biomécaniquement favorisée pour s'améliorer avec l'augmentation de la taille des prédateurs et ne révèle rien, sur l'effet de la taille du prédateur, à travers les différentes phases de la prédation. Ce dernier est important, car la capacité de manipulation, pourrait augmenter avec la taille, même si la capacité globale de prédation, diminue en raison de la baisse des performances, dans les autres phases. C'est possible car le résultat net d'une interaction prédateur-proie, est le produit des résultats de chaque phase (Lima & Dill 1990). Ainsi, à mesure que la taille des prédateurs augmente, les compromis entre la capacité de poursuite et la manipulation, pourrait limiter l'avantage des prédateurs de plus grande taille.

L'idée que les plus gros prédateurs, sont globalement de meilleurs chasseurs, est bien établi parmi les études sur les mammifères terrestres carnivores, et a été cité pour expliquer pourquoi les plus gros carnivores prennent plus de proie (Gittleman 1985) et pourquoi les carnivores en général, ont évolué vers une taille plus grande (Van Valkenburgh, Wang & Damuth 2004). Mais en dehors des comparaisons à grande échelle, démontrant que les plus grandes espèces et le plus grand sexe (mâles) tuent des proies plus grosses (Gittleman 1985 ; Carbone et coll. 1999 ; Sinclair, Mduma et Brashares 2003 ; Radloff et Du Toit 2004; Carbone, Professeur & Rowcliffe 2007; Owen-Smith & Mills 2008), la mesure selon laquelle, l'augmentation de la taille, améliore globalement les performances individuelles de prédation des chasseurs, n'ont pas été testées. A l'évidence, les lions mâles (*Panthera leo*) sont pires que les lionnes pour la chasse des proies légères, mais sont meilleur pour s'attaquer à des proies plus grosses qui se tiennent et se battent (Funston et coll. 1998 ; Funston, Mills et Biggs 2001) suggère qu'une taille accrue peut améliorer la manipulation aux dépens de la poursuite. Un tel compromis pourrait expliquer, en partie, pourquoi les plus grands carnivores manquent de morphologie cursive, dans le sens où les articulations du coude sont limitées aux mouvements avant-arrière (Andersson & Werdelin 2003) et préfèrent les plus grosses proies (Owen-Smith & Mills 2008).

Ici, nous utilisons des observations directes de loups (*Canis lupus*) individuellement connus pour la chasse au wapiti (*Cervus elaphus*) à Yellowstone National Park (YNP), pour tester l'hypothèse selon laquelle les compromis d'un prédateur, en matière de taille corporelle limitent le bénéfice net des individus plus gros. Pour ce faire, nous avons mesuré comment la variation corporelle de masse des loups (en kilogramme) affectait la capacité des individus à exécuter chacune des trois tâches prédatrices (attaquer, sélectionner et tuer) correspondant aux transitions entre les quatre phases du comportement (approche, attaque groupée, attaque individuelle, capture) qui comprennent la séquence prédatrice typique de carnivores curseurs chassant des groupes de proies ongulés (MacNulty, Mech et Smith 2007). La sélection nécessite de choisir un ongulé d'un groupe en pourchassant ou en harcelant le groupe. Ce qui implique une accélération importante (Kruuk 1972 ; MacNulty et coll. 2007), nous avons donc prédit l'exécution de cette tâche à atteindre, un seuil de taille au-delà duquel les performances ont diminué. À l'inverse, nous nous attendions à la capacité de tuer, ce qui implique saisir et maîtriser les proies (c'est-à-dire « manipuler »), pour augmenter linéairement avec la taille, et prédit peu d'effet de la taille sur l'attaque, car ni une grande force, ni une vitesse exceptionnelle ne sont cruciales pour lancer une attaque. Nous avons testé ces prédictions, à l'aide de données longitudinales issues d'observations

répétées de 94, loups dont les tailles ont été estimées à partir d'un modèle de croissance spécifique au sexe.

METHODES

Aire d'étude

Le parc national de Yellowstone (YNP) s'étend sur les 891 000 ha d'un plateau principalement boisé au nord-ouest du Wyoming, aux États-Unis, qui varie de 1500 à 3300 m d'altitude. Les grandes prairies de montagne offrent d'excellentes vues sur la faune. Les observations de la chasse aux loups ont été effectuées principalement sur un complexe de prairies de 100 000 ha, dans le quart nord-est de YNP, mentionné comme zone nord. Cette zone est caractérisée par une série de vallées, de crêtes et de petits plateaux. La faible altitude (1500 à 2000 m) favorise les conditions les plus chaudes et les plus sèches dans YNP pendant l'hiver, fournissant une aire d'hivernage importante pour les ongulés, principalement les wapitis. Une route goudronnée s'étend sur toute la longueur de la chaîne nord, et offre un accès aux véhicules toute l'année.

Population étudiée

Un total combiné de 41 loups radiomarqués, a été réintroduits à YNP en 1995 et 1996 (Bangs & Fritts 1996). Trente et un loups (16 adultes, 15 louveteaux) venaient du Canada et 10 (tous les louveteaux) provenaient d'une population établie dans le nord-ouest du Montana, aux États-Unis. Les loups inclus dans nos analyses, étaient des membres ou des descendants de cette population réintroduite. L'analyse de la croissance a inclus tous les loups réintroduits, et 263 de leurs descendants (N = 304), et l'analyse de la prédation, comprenait 19 loups réintroduits et 75 descendants (N = 94). Les loups ont été inclus dans l'analyse de prédation, s'ils étaient vu en train de chasser le wapiti et reconnaissable individuellement par combinaison de radiofréquence, motif de couleur, conformation du corps et / ou taille. Nous nous référons à ces individus, comme à des loups focaux (observés).

Mesures morphologiques

L'âge, le sexe et la taille corporelle de 86 loups focaux et 218 loups non focaux a été enregistré, lorsqu'ils ont été manipulés et radiomarqués pendant la gestion, avant et après la libération (1995-1997) et annuellement par la suite (1998–2007) dans le cadre d'un suivi à long terme, qui impliquait de capturer et radiomarquer de 30 à 50% des louveteaux chaque hiver (Smith et coll. 2004). Marquer les louveteaux et les identifier plus tard, a fourni la seule mesure exacte de l'âge, car ils étaient facilement identifiés par leur taille et leur dentition (Van Ballenberghe & Mech 1975). **L'âge des loups adultes a été estimée en évaluant l'usure des dents, qui est subjective et dépend de l'expérience de l'observateur** (Gipson et coll. 2000). L'estimation de l'âge basé sur les anneaux de ciment (laboratoire de Matson, Milltown, MT, USA) étaient limités à six loups, dont les crânes ont été récupérés après la mort.

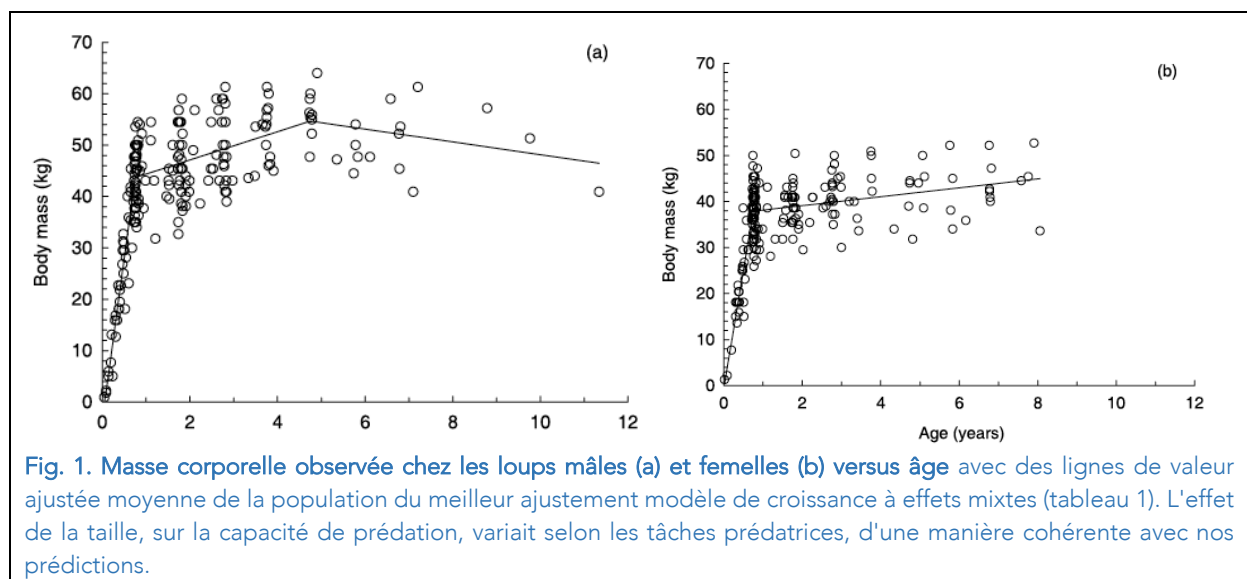
Les louveteaux qui ont échappé à la capture ont parfois été capturés plus tard à l'âge adulte, et étaient considérés comme d'âge connu, s'ils étaient individuellement connus, lorsqu'ils étaient identifiés comme louveteaux et lorsqu'ils étaient capturés comme adultes. Autrement, leurs âges étaient basés d'après l'estimations de l'usure des dents. Nous avons attribué des âges à des loups non capturés, y compris huit loups focaux, seulement si observés en premier comme louveteaux et individuellement identifiables comme adultes. Pour tous les loups, l'âge était le nombre de jours depuis la naissance, en supposant une date de naissance au 15 avril (D.W. Smith, données non publiées), et calculé comme une fraction annuelle. Les loups connus représentaient la majeure partie de l'échantillon, dans nos analyses de croissance (77% des 304 loups) et de chasse (82% des 94 loups), et les résultats étaient similaires entre les analyses, avec et sans individus, avec des âges estimés. Nous rapportons les résultats anciens, car notre objectif était de tester les effets de la taille, sur la capacité prédatrice et la plupart de nos plus grands loups, étaient des membres adultes de la population réintroduite dont l'âge a été estimé.

Le sexe du loup a été déterminé en examinant les organes génitaux. Le sexe des individus non capturés a été déterminé en notant les postures de miction ; les mâles en général se penchent en avant, tandis que les femelles s'accroupissent.

La masse corporelle a été enregistrée à l'aide d'une balance à ressort Pesola, de 0 à 100 kg (Rebmattli, Baar, Suisse). Les loups ont été placés et pesés dans une bâche, attachée à la balance et hissée en hauteur jusqu'à ce qu'elle soit dégagée du sol. Nous n'avons pas estimé, ni soustrait la masse du contenu de l'estomac de la masse du corps, donc nos mesures doivent être considérées comme des estimations maximales. Nous avons également enregistré la circonférence de la poitrine (mesurée immédiatement derrière les pattes antérieures), la hauteur des épaules (mesurée à partir du milieu de la colonne vertébrale), le long de la jambe redressée, jusqu'à la pointe du pied étendu) et la longueur du corps (crâne et colonne vertébrale excluant la queue de l'extrémité et le nez à l'articulation sacroccocygiennne). Environ 25% des loups marqués ont été capturés pendant plusieurs années, pour remplacer des radiocommandes endommagées, et ont donc, été pesés plusieurs fois. Les autres morphométries étaient généralement notées lors de la capture initiale uniquement.

Résultats

Un modèle de croissance incluant un point de rupture à 0,75 ans, pour les mâles et les femelles, un point critique à 4,75 ans pour les mâles uniquement, et les interactions entre le sexe et les premières et deuxième « spline », ont fourni le meilleur ajustement aux données de masse corporelle (tableau 1). Les statistiques significatives, entre la croissance masculine et féminine, reflètent une croissance masculine plus rapide avant et après 0,75 ans, et un déclin de la taille des mâles après 4,75 ans (Fig. 1). La masse corporelle était corrélée à la circonférence de la poitrine ($r^2 = 0,53$, $P < 0,001$), la longueur corps ($r^2 = 0,45$, $P < 0,001$) et la hauteur ($r^2 = 0,31$, $P < 0,001$), nous l'avons donc considéré comme un indice valide de taille globale.



Alors que les meilleurs modèles d'attaque et de mise à mort décrivaient **une relation linéaire entre taille et capacité**, le meilleur modèle de la sélection, était curviligne (tableau S2). La coupe du top model de sélection, qui comprenait un terme polynomial pour la taille, était 3,4 fois (AIC_c poids = 0,57/0,17) meilleur, qu'un modèle similaire, qui n'incluait qu'un effet principal pour la taille. La capacité d'attaquer et de tuer était améliorée avec la taille (Fig.2a, c), mais la magnitude d'une augmentation de taille de 1 kg était 3,5 fois (0,07/0,02) plus élevée, pour la mise à mort que pour l'attaque (tableau 2a, c).

La relation curviligne entre la taille et la sélection, a pointé un seuil, au-delà duquel, d'autres augmentations de taille, n'ont pas amélioré les performances. L' AIC_c a indiqué qu'un modèle de spline y compris un point de rupture à 39 kg, a fourni un ajustement aux données près de quatre fois (AIC_c poids = 0,15/0,04) mieux que le modèle polynomial (tableau S3). Mais même si c'était le meilleur score des modèles de spline candidats, les modèles avec points d'arrêt à 35–38 kg et 40–42 kg ont également obtenu de bons résultats ($\Delta AIC_c \leq 2,00$; Tableau S3), indiquant qu'un seuil de taille plausible, variait

entre 35 et 42 kg. En supposant que le modèle avec un point d'arrêt à 39 kg expliquait mieux les effets de la taille sur la sélection, les coefficients exponentiels de ce modèle (tableau 2b) ont révélé que les chances de sélection de l'individu **se sont améliorées** de 19% pour chaque 1 kg d'augmentation de poids <39 kg, et **ont diminuée** de 1% pour chaque 1 kg supplémentaires > 39 kg (Fig. 2b). La pente de la phase de déclin, cependant, n'était pas significativement différente de 0 (tableau 2b). Cette pente est restée négative, même lorsque les 5 observations > 60 kg qui comprenaient le dernier point de la figure 2b ont été exclus de l'analyse ($\beta = -0,0035$, SE = 0,02, $P = 0,875$).

Malgré le plafond d'amélioration de la capacité de sélection, l'effet prédateur net de la taille, calculé comme le produit des valeurs ajustées moyennes de la population, estimée à partir des modèles d'attaque les mieux adaptés, de sélection et de mise à mort (tableau 2) et illustrée sur la Fig. 2a – c, **était fortement positive** (Fig. 2d). **Donc, une plus grande taille a produit, en moyenne, un avantage prédateur net pour les loups individuels.** Néanmoins, l'intervalle de confiance inférieure de 95% du résultat net, calculé comme le produit du plus bas des intervalles de confiance, associés à chaque ensemble de population de valeurs ajustées, a indiqué qu'une légère baisse de la performance à des tailles plus grandes n'était pas invraisemblable.

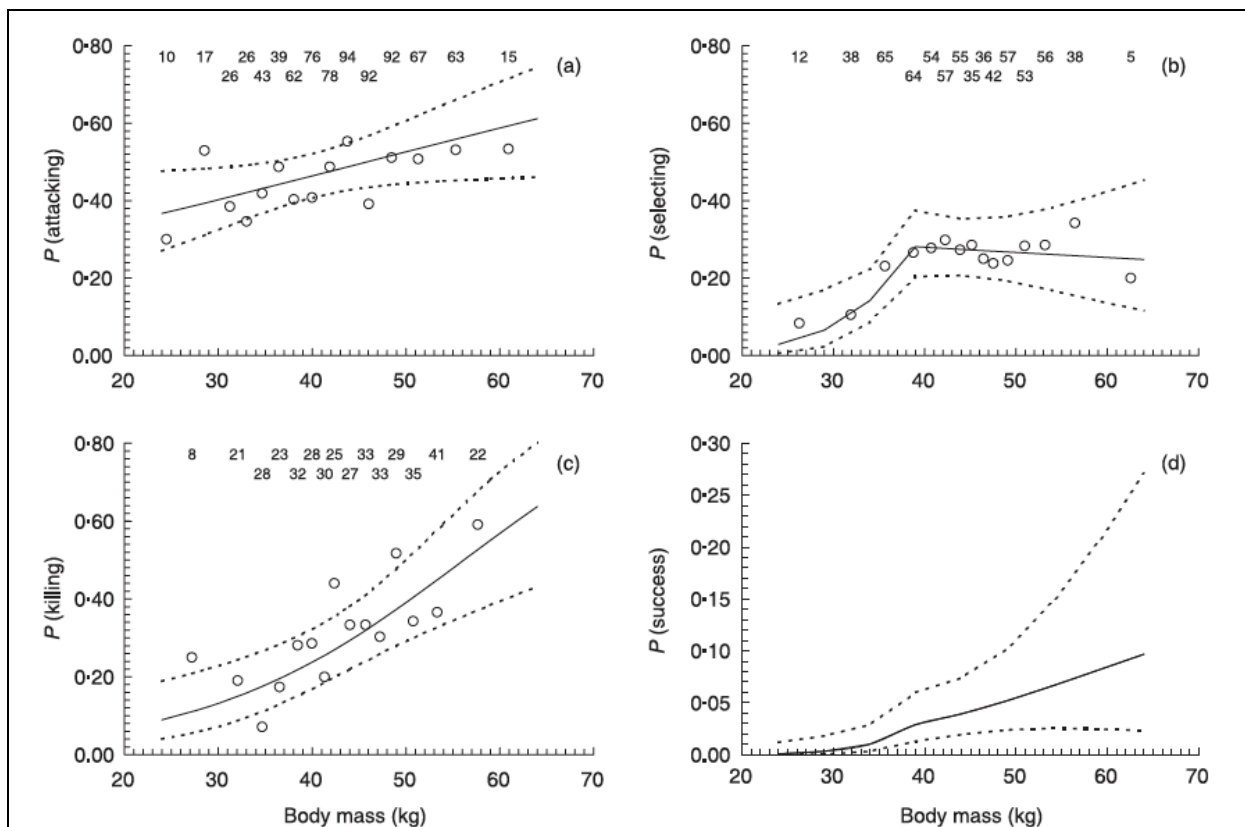


Fig. 2. Effets de la masse corporelle du loup (kilogramme) sur la capacité de chaque loup à attaquer (a), sélectionner (b) et tuer le wapiti (c). Les lignes pleines représentent la moyenne de la population des lignes de valeurs ajustées des modèles de prédation, à effets mixtes les mieux ajustés (tableau 2) avec des lignes pointillées indiquant un intervalle de confiance ponctuel de 95% et les points sont des fréquences observées pour chacune des 15 catégories de masse corporelle, déterminées par analyse en grappes de k-moyennes, avec la taille de l'échantillon indiqué au-dessus de chaque point. Des analyses ont été effectuées sur les données binaires brutes et non sur les points illustrés, qui sont fournis à titre d'aide visuelle. Le produit des lignes de valeurs ajustées et des intervalles de confiance ponctuels à 95% associés en (a), (b) et (c), représentant la probabilité globale du succès, lors d'une rencontre avec un cerf et donc, l'effet net de la masse corporelle, sur la capacité de prédation, est montré en (d).

Un résultat intéressant de cette analyse, a été que le sexe d'un loup, considéré à côté de sa masse, était sans importance pour déterminer sa performance prédatrice. Un terme pour le sexe était inclus dans

certaines des modèles candidats de prédation (tableau S2) mais aucun d'entre eux, ne faisait partie de l'ensemble des meilleurs modèles (Tableau 2). Pour évaluer si le dimorphisme sexuel de taille, représentait toute la différence intersexuelle de performance, que nous avons inclus pour le sexe dans chacun des meilleurs modèles de prédation (Tableau 2) et comparé son effet sur la performance des tâches entre les modèles avec et sans masse. Dans les modèles comprenant la masse, les mâles n'étaient pas statistiquement plus susceptibles d'attaquer que les femelles (odds ratio (OR) = $1,24 \pm 0,26$, $P = 0,32$), sélectionner (OR = $1,24 \pm 0,38$, $P = 0,50$) ou tuer (OR = $0,88 \pm 0,30$, $P = 0,71$). En revanche, dans les modèles excluant la masse, les mâles semblaient surpasser les femelles pour l'attaque (OR = $1,42 \pm 0,27$, $P = 0,06$), la sélection (OR = $1,43 \pm 0,40$, $P = 0,20$) et la mise à mort (OR = $1,78 \pm 0,50$, $P = 0,04$).

DISCUSSION

Les études des changements ontogénétiques dans les performances de recherche de nourriture, des vertébrés sont rares (revue par Herrel & Gibb 2006), et au meilleur de nos connaissances, il s'agit de la première étude, à examiner les effets du développement physique sur la capacité prédatrice d'un carnivore, vivant en liberté. Relier la croissance aux performances de recherche de nourriture chez les carnivores sauvages est difficile, car ils sont généralement difficiles à observer dans la nature et leur taille ne se mesure pas facilement immédiatement avant ou après une interaction prédateur-proie. Nous avons observé des loups chassant le wapiti dans YNP, parce qu'ils le faisaient souvent pendant la journée, dans des habitats ouverts, et nous avons estimé leur taille à partir d'un modèle de croissance spécifique au sexe, dérivé de mesures de la masse corporelle, enregistrées lors de la surveillance simultanée de la population. Un résultat intéressant du modèle de croissance, a été que la masse corporelle des mâles a diminué après 4,75 ans, alors que la masse des femelles a continué d'augmenter. Cela pourrait refléter une différence du taux de vieillissement selon le sexe, lié à une compétition intrasexuelle intense entre les mâles, qui entraîne une faible sélection pour la longévité des mâles par rapport aux femelles (Clutton-Brock et Isvaran 2007). Des baisses similaires de la masse des mâles, ont été signalées chez les loups ailleurs (Mech 2006) et chez les chimpanzés sauvages (Pusey et al. 2005).

Après avoir contrôlé les différences d'expérience de chasse, nos résultats indiquent, qu'à mesure que les loups grandissaient, leur capacité à effectuer différentes tâches prédatrices ont varié selon les exigences biomécaniques de chaque tâche. La sélection qui requière une accélération rapide (force / masse) pour isoler les cerfs (MacNulty et al. 2007), et à des tailles plus petites (<39 kg), la sélection est probablement améliorée avec la taille, due à l'augmentation de la masse musculaire (force) et de la longueur des membres (Garland et Janis 1993). La croissance des membres, comme indexée par la hauteur des épaules, s'approchait d'une asymptote proche de 27 kg (tableaux S4 – S5 ; Fig. S1), et donc les dernières améliorations avant de sélectionner la mise en palier à 39 kg, reflétaient probablement un surcroît de muscle. Si les loups continuaient à ajouter du muscle après 39 kg, alors leur capacité à accélérer et sélectionner les cerfs, peut avoir été contrôlé par une réduction de vitesse, avec la taille croissante musculaire (Rome, Sosnicki & Goble 1990) et / ou limités par la tolérance au stress du squelette du membre (Iriarte-Diaz 2002). Cependant, des études expérimentales sur des chiens (*Canis lupus familiaris*) indiquent que la masse musculaire peut diminuer ou rester constante même lorsque la masse totale augmente en raison de la masse de graisse (Lauten et al. 2001 ; Kealy et al. 2002 ; Speakman, van Acker & Harper 2003), et ces changements ont été liés à une performance de sprint réduite, chez les chiens de course (Hill et al. 2005). Un changement similaire dans la composition corporelle à 39 kg, pourrait donc expliquer pourquoi la sélection s'est stabilisée, et la baisse des taux de croissance près de cette taille (Fig. 1 ; femelles : 38 kg ; mâles : 44 kg) peut refléter un tel changement.

En supposant que les loups plus gros soient plus musclés que les plus petits, notre découverte que la capacité de tuer, s'est nettement améliorée avec la taille, est cohérente avec l'idée qu'une manipulation efficace des proies, nécessite une force musculaire importante. Cependant, si la masse musculaire n'a pas augmenté de façon continue, avec la taille, comme indiqué ci-dessus, alors, nos résultats suggèrent que le « kill » dépend de la pure masse plutôt que la seule force. Ce ne serait pas surprenant, étant donné que les loups, comme les autres carnivores curseurs (par exemple, *Lycaon pictus*, *Crocuta*

crocata), manquent de membres antérieurs musclés et comptent donc, sur tout leur poids pour renverser une grande proie après l'avoir mordu fermement, ce qui nécessite sans aucun doute, des mâchoires puissantes (Binder & Van Valkenburgh 2000). Ainsi, une fois que la masse de muscle max de la mâchoire est atteinte, l'amélioration de la capacité continue de la mise à mort, liée à la taille, peut dépendre entièrement de l'augmentation de la masse totale.

Par rapport à la sélection et à la mise à mort, la tâche d'attaquer les cerfs n'était pas physiquement exigeante. Les loups n'avaient besoin ni d'une grande force ni d'accélération rapide pour terminer la transition de marcher / trotter vers les cerfs et courir / se jeter sur eux. Les loups plus grands, n'étaient donc que légèrement de meilleurs attaquants par rapport aux loups plus petits, peut-être parce que les grands loups étaient moins intimidés par les cerfs, qui étaient comparativement grand (par exemple, femelle adulte de cerf wapiti = 175-275 kg ; Cook, Cook & Mech 2004).

Bien que la différence dans l'effet de la taille, sur la sélection et la mise à mort, correspondait à un compromis, fondé sur la taille, entre poursuivre et manipuler les proies, le déclin de la sélection après 39 kg, n'était pas statistiquement significatif, ce qui indique que la sélection, était effectivement constante à des tailles plus grandes. Ceci implique que les loups ont pu maximiser simultanément la sélection et la capacité de tuer, à mesure qu'ils augmentaient en taille, malgré le contraste de l'effet de la taille sur les performances de la locomotion et de la manutention. Cette constatation est surprenante, étant donné que pour avoir une performance optimale, on ne s'attend pas à ce que deux fonctions évoluent, lorsqu'elles nécessitent de s'opposer aux adaptations biomécaniques ou physiologiques (Stearns 1992). Peut-être que les plus gros loups ont amélioré la mise à mort sans sacrifier la phase de sélection, parce que les exigences biomécaniques des deux tâches, n'étaient pas trop dissemblables. Alternativement, d'autres aspects non mesurés de la capacité de poursuite, comme la résistance à l'épuisement (Brzezinka, Kaciuba-Uscilko & Nazar 1980), pourrait s'avérer plus sensibles à l'augmentation de taille.

L'absence de compromis majeur, entre la sélection et la mise à mort de wapitis, les loups ont gagné, en moyenne, un bénéfice net de prédation avec une taille plus grande. Cela confirme la généralisation, selon laquelle, les performances de recherche de nourriture des vertébrés évoluent positivement avec la taille corporelle (Herrel & Gibb 2006 ; Vincent et al. 2007) malgré la variation dans l'effet de la taille sur les différentes phases de la performance. Cette variation, cependant, montre comment les conclusions sur la force de la relation, entre taille et performance, peut différer selon la phase qui est mesurée. Nos résultats montrent également que l'effet de la taille sur les performances nettes, est assez différent selon la phase. Ceci est pertinent pour évaluer l'avantage sélectif de la taille pour la prédation, étant donné que la valeur sélective d'un trait prédateur est nécessairement fonction de son effet net sur le résultat final, d'une interaction prédateur-proie (c.-à-d. tuer ou pas tuer). Si nous avons seulement mesuré le comportement de tuer, comme le font de nombreuses études, une taille plus grande serait apparue globalement plus avantageuse qu'en réalité.

La preuve selon laquelle, la performance des prédateurs augmente avec la taille d'un carnivore sauvage est remarquable, car elle fournit le premier soutien de l'hypothèse selon laquelle la capacité de prédation améliorée, favorise l'évolution de la grande taille, chez les carnivores (Van Valkenburgh et coll. 2004). Une conséquence importante, d'une plus grande taille est qu'elle augmente les besoins énergétiques et nécessite de se nourrir de proies plus grosses (Carbone et al. 1999, 2007), qui peuvent être plus difficile à tuer que des proies plus petites (par exemple, Funston et coll. 1998, 2001 ; Smith et coll. 2000). Nos résultats suggèrent que l'amélioration de la capacité de prédation (résultant de l'augmentation liée à la taille, de certaines capacités physiques) peuvent permettre aux grands carnivores de surmonter les défenses des proies plus grosses, et ainsi, passer de proies plus petites à plus grandes (sensu Gittleman 1985). La preuve que les mâles de plusieurs espèces sexuellement dimorphes, peuvent prendre plus de proies que les femelles (Caro & FitzGibbon 1992 ; Funston et al. 1998, 2001 ; Radloff et Du Toit 2004 ; Sand et coll. 2006) et en accord avec nos constatations qui montrent que les mâles ont surpassé les femelles, parce qu'ils étaient eux-mêmes plus grands, soutient l'idée que

les carnivores prennent de plus grosses proies, parce qu'ils sont globalement de meilleurs chasseurs. Ainsi, la relation bien connue, entre le poids corporel des carnivores et la taille de la proie, est probablement le résultat conjoint de l'augmentation des coûts énergétiques et des performances prédatrices.

En revanche, nos résultats n'excluent pas totalement, la possibilité que les plus gros carnivores soient parfois de pires chasseurs. Plus précisément, les intervalles de confiance à 95% inférieurs, pour l'effet de la taille sur le succès de chasse global (Fig. 2d), indique, que les loups de près de 54 kg, peuvent parfois surclasser les plus grands loups, en raison de l'impact de sélection de la grande taille. Ce résultat, bien que ténu, est compatible avec les données montrant que les lions mâles (188 kg) sont dans l'ensemble, des plus mauvais chasseurs de proies légères que les lionnes plus petites (124 kg) (Funston et al. 1998, 2001). Pris ensemble, ces résultats suggèrent que la performance nette des prédateurs diminuera avec la taille, lorsque les proies sont beaucoup plus difficiles, à poursuivre qu'à attraper. Une preuve supplémentaire, est évidemment nécessaire pour vérifier ce modèle, et nous pensons que d'autres études sont justifiées, car une relation inverse entre la taille et les performances lors de la chasse aux proies hautement cursives, a des implications importantes pour comprendre l'écologie et l'évolution des carnivores.

Par exemple, un mauvais succès dans la chasse aux proies cursives peut réduire la gamme alimentaire des grands carnivores pour des proies plus grosses, étant donné que les proies cursives ont tendance à être plus petites (<119 kg ; Garland 1983). On pense généralement que les grands carnivores exploitent une gamme de tailles de proies, plus large que celle des petits carnivores (Sinclair et al. 2003 ; Radloff & Du Toit 2004), mais à long terme, les enregistrements du parc national Kruger, en Afrique du Sud, indiquent que les plus grands carnivores (par exemple, les lions) tuent principalement les plus grandes proies (> 100 kg ; voir la figure 7 dans Owen-Smith & Mills 2008). Bien que la préférence pour les grandes proies soit certainement influencée par les contraintes énergétiques liées à une grande taille (Carbone et al. 1999, 2007), preuve que les grands carnivores comme les lions, sont de mauvais chasseurs de proies plus petites (Elliot, Cowan et Holling 1977 ; Funston et al. 1998, 2001) suggère que la gamme alimentaire peut également être façonnée, par des contraintes fonctionnelles liées à la taille.

Une conséquence connexe de ces contraintes, est qu'ils pourraient limiter l'évolution d'une taille plus grande. Il peut en découler une sélection directionnelle, favorisant une réduction de taille ou de vulnérabilité accrue à l'extinction. Le premier est mis en évidence, par des données morphologiques, montrant que les carnivores se sont adaptés en cours d'exécution - comme indiqué par les joints de coude qui ne permettent pas les mouvements avec supination minimale - atteignent rarement 100 kg, tandis que les carnivores se sont adaptés aux confrontations (supination maximale) pèsent généralement ≥ 100 kg (Andersson et Werdelin 2003). De façon intéressante, le poids de 100 kg est proche du poids maximum absolu où la vitesse de course des carnivores commence à diminuer (Garland 1983). Et si de mauvaises performances locomotrices, réduisent la plage des proies potentielles, d'espèces plus grandes et plus lentes, l'extinction peut finalement empêcher les carnivores d'évoluer vers une taille plus grande étant donné que la spécialisation alimentaire élève le risque d'extinction (Van Valkenburgh et al. 2004). Par exemple, la disparition de *Panthera atrox* et d'autres grands carnivores nord-américains, lors des extinctions de méga-herbivores du Pléistocène tardif, peut avoir été liée, en partie, à leur incapacité à passer à des proies plus petites et plus rapides (Van Valkenburgh & Hertel 1993).